YIK 576.89 + 591.557

# КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ ПЕСКАРЯ (GOBIO GOBIO) ИЗ БАССЕЙНОВ РЕК СЕВЕРНАЯ ДВИНА И МЕЗЕНЬ

#### © Г. Н. Доровских

Общим для компонентных сообществ паразитов у пескаря из бассейна рек С. Двина и Мезень является наличие 3 групп видов, выделенных по соотношению их биомасс, видом-доминантом чаще является вид-генералист, в сообществе всегда лидирует группа автогенных видов.

В разные сезоны года компонентное сообщество паразитов пескаря из р. Ертом, различаясь по видовому составу, биомассе составляющих его видов, лидирующим группам паразитов и виду доминанту, имеет одну и ту же структуру сообщества, определяемую соотношением биомасс образующих его видов. На основе сказанного предположили наличие у сообществ паразитов рыб на протяжении годового цикла их существования нескольких стабильных состояний.

При нарушении методики сбора материала в компонентных сообществах паразитов у пескаря отмечено уменьшение числа групп видов до двух, при смешивании материала, собранного в разные сроки из экологически благополучного водоема, ошибка уравнений регрессии становится выше 0.250.

Паразиты регулируют численность хозяина, охраняют биоценоз от проникновения в него чуждых элементов, выступают катализаторами метаболических процессов и являются механизмом микроэволюции свободноживущих представителей биома (Скрябин, 1923; Контримавичус, 1982; Воронин, 1991; Сонин, 1997; Шигин, 1997, и др.). Эти функции они выполняют в разных климатических зонах, при разном видовом составе и хозяев, и самих паразитов. Не остается постоянной и их количественная представленность. Общность задач, решаемых паразитами, предполагает и наличие общности в организации паразитарных сообществ, входя в состав которых паразиты только могут выполнить перечисленные функции. Следовательно, в организации компонентных сообществ паразитов рыб из разных водоемов, в разных климатических условиях и т. д., должно быть что-то общее.

Под сообществом будем понимать «совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство...» (Биологический.., 1986: 595). В таком смысле сообщество может включать как организмы всех трофических уровней, так и только консументов (Несис, 1977), каковыми являются паразиты. В работе использованы следующие понятия, заимствованные Пугачевым (1999а) из иноязычной литературы: «компонентное сообщество» — группа видов паразитов, населяю-

щая популяцию хозяина; «автогенные виды» — виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; «аллогенные виды» — используют рыб и беспозвоночных, как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных в основном связанных с сушей; «виды-специалисты» — виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; «виды-генералисты» — обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

Теоретические основы изучения сообществ паразитов были заложены в 1920—1950-х годах (Скрябин, 1928; Павловский, 1934; Догель, 1947; Беклемишев, 1951). В 1960-х годах начались исследования паразитарных сообществ за рубежом (Holmes, 1961, 1990; Holmes et al., 1979; Holmes, Price, 1980, 1986, и др.). Итог этим работам подвел Пугачев (1999а, б, 2000, 2002, и др.), он же заложил и методические основы дальнейшего изучения сообществ паразитов.

К исследованию организации компонентных сообществ паразитов в этой работе мы подошли несколько по-иному, а именно, помимо использования теперь уже общепринятого и общепризнанного описания компонентных сообществ (Пугачев, 1999а, б, 2000, 2002), исследование выполнили с учетом одноклеточных паразитов не только по числу особей паразитов, но и по данным об их условной биомассе, предложили графический способ отражения структуры сообщества и количественную оценку ее состояния (Доровских, 1996, 2001, 2002а, и др.).

Поскольку определение веса тела, особенно мелких организмов, весьма сложно и технически, и методически, то для получения представлений о весе тела организмов воспользовались приведенными линейными размерами вида (Численко, 1981). Под ними понимается среднее геометрическое из произведения максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида (табл. 1, 2). Условная биомасса — приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных особей. Полученную величину можно использовать как характеристику вида в составе рассматриваемого компонентного сообщества, характеризуемого имеющейся выборкой.

Цель настоящей работы — на примере компонентных сообществ паразитов у пескаря из экологически благополучных водоемов показать наличие общего принципа их организации.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) из рек Шарденьга (вскрыто 12 экз. пескаря), Вычегда (29 экз.), Мезень (25 экз.), Вашка (13 экз.), Ертом (17 экз.). Данные о видовом составе и представленности паразитов у пескаря из р. Сухоны заимствованы из работы Кудрявцевой (1957).

Для описания сообществ использованы (S — количество видов; N — число особей всех видов, для микроспоридий — цист;  $n_i$  — число особей i-го вида; B — биомасса или условная биомасса всех видов;  $b_i$  — биомасса или условная биомасса i-го вида;  $p_{i1}$  — относительное обилие i-го вида равное  $n_i/N$  и  $p_{i2}$  — относительное обилие i-го вида равное  $b_i/B$ ):

1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = -\sum p_{i1} \ln p_{i1}, \qquad H_b = -\sum p_{i2} \ln p_{i2},$$

Таблица 1 Приведенные линейные размеры (мм) паразитов пескаря из бассейна р. Мезень Table 1. The shown linear sizes (mm) of the parasites of gudgeon from the Mezen river basin

Виды паразитов	Средние размеры		I	P. Мезень n = 25		Р. Вашка n = 13		Р. Ертом n = 17		
	L	В	Н		N	ln (lN)	N	ln (lN)	N	ln (lN)
Coccidia gen. sp.	0.02	0.02	0.02	0.02	0		0		1	-3.91
Myxobolus muelleri	1.00	1.00	1.00	1.00	2	0.69	0		2	0.69
M. bramae	1.25	1.25	1.25	1.25	0	12 <u>1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 </u>	3	1.32	1	0.22
M. albovae	0.50	0.50	0.50	0.50	0	_	0	_	1	-0.69
M. ellipsoides	1.50	1.50	1.50	1.50	0	_	0	_	1	0.41
M. oviformis	2.10	0.70	0.70	1.01	0	<u> 60 0</u>	5	1.62	9	2.21
M. macrocapsularis	1.50	1.50	1.50	1.50	1	0.41	0	200 X	0	_
Myxobolus sp.	?	?	?	?	0	_	0		1	?
Trichodina sp.	0.08	0.08	0.05	0.07	0	_	1	-2.66	4	-1.27
Dermocystidium sp.	1.00	0.18	0.18	0.32	0	_	0	<u>-</u>	1	-1.14
Dactylogyrus cryptomerus	0.60	0.14	0.05	0.156	0	_	1	-1.86	2	-1.16
Gyrodactylus katharineri	0.90	0.26	0.08	0.27	0	_	0	_	4	0.08
G. gobii	0.55	0.16	0.05	0.165	0	_	14	0.84	52	2.15
G. gobiensis	0.75	0.22	0.07	0.225	0	_	13	1.07	56	2.53
G. magnificus	0.60	0.17	0.10	0.22	0	_	2	-0.82	0	_
G. markakulensis	0.60	0.17	0.06	0.180	0	_	5	-0.11	6	0.08
Caryophyllaeus laticeps	40.0	2.50	0.68	4.08	0	_	0	_	3	2.50
Rhipidocotyle campanula	0.64	0.33	0.10	0.28	0	_	286	4.38	225	4.14
Phyllodistomum simile	2.50	1.30	0.42	1.108	0	_	0	<u> </u>	1	0.10
P. elongatum (?)	0.60	0.25	0.08	0.23	0	_	0	<del>-</del>	3	-0.37
Allocreadium isoporum	0.42	0.24	0.06	0.17	1	-1.77	0		14	0.87
A. transversale	2.60	0.80	0.26	0.82	0	_	5	1.41	0	_
Diplostomum spathaceum	0.39	0.16	0.05	0.15	13	0.67	0	_	4	-0.51
D. volvens	0.44	0.22	0.07	0.19	0	_	2	-0.97	0	_
Diplostomum sp.	0.44	0.24	0.08	0.20	0	_	10	0.69	0	_
Apatemon sp.	0.73	0.37	0.12	0.32	0		1	-1.14	0	_
Rhabdochona denudata	14.2	0.25	0.25	0.96	2	0.65	0	_	0	
Raphidascaris acus	1.95	0.07	0.07	0.21	0	_	0	_	5	0.05
Neoechinorhynchus rutili	2.50	0.70	0.70	1.07	3	1.17	0	_	6	1.86
Piscicola geometra	50.0	4.90	4.90	10.60	0	_	0	· <u> </u>	1	2.36
Unionidae gen. sp.	0.19	0.19	0.19	0.19	1	-1.66	1	-1.66	0	_

2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p/\ln S$$
,  $E_b = H_b/\ln S$ ,

3) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{max}/N_{\tau}, \qquad d_b = B_{max}/B_{\tau},$$

где  $N_{\tau}$  — общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, для миксоспоридий — цист,  $N_{\text{max}}$  — число особей доминантного вида,  $B_{\tau}$  — общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов

Таблица 2
Приведенные линейные размеры (мм) паразитов пескаря из р. Ертом
Table 2. The shown linear sizes (mm) of the parasites of gudgeon from the Ertom river

	Средние размеры				Даты сбора материала					
Виды паразитов	Сре	едние разм	еры	1	4 11	1994 г.	2—5 VII 1994 r.			
	L	В	Н		N	ln (lN)	N	ln (lN)		
Coccidia gen. sp.	0.02	0.02	0.02	0.02	0	_	1	-3.91		
Myxobolus muelleri	1.00	1.00	1.00	1.00	12	2.485	1	0.00		
M. bramae	1.25	1.25	1.25	1.25	6	2.015	0	_		
M. oviformis	2.10	0.70	0.70	1.01	52	3.961	2	0.703		
Trichodina sp.	0.08	0.08	0.05	0.07	0	_	1	-1.858		
Dactylogyrus cryptomerus	0.60	0.14	0.05	0.156	0		1	-1.858		
Gyrodactylus katharineri	0.90	0.26	0.08	0.27	4	0.077	0	_		
G. gobii	0.55	0.16	0.05	0.165	0	_	41	1.912		
G. gobiensis	0.75	0.22	0.07	0.225	13	1.073	48	2.379		
G. markakulensis	0.60	0.17	0.06	0.180	3	-0.616	2	-1.022		
Caryophyllaeus laticeps	40.0	2.50	0.68	4.08	0		1	1.406		
Rhipidocotyle campanula	0.64	0.33	0.10	0.28	5	0.336	13	1.292		
Phyllodistomum simile	2.50	1.30	0.42	1.108	0		1	-1.470		
P. elongatum (?)	0.60	0.25	0.08	0.23	3	-0.371	0	_		
Allocereadium isoporum	0.42	0.24	0.06	0.17	1	-1.772	0	_		
Diplostomem spathaceum	0.39	0.16	0.05	0.15	4	-0.511	0	_		
Neoechinorhynchus rutili	2.50	0.70	0.70	1.07	8	2.147	0	_		
Unionidae gen. sp.	0.19	0.19	0.19	0.19	1	-1.661	0	_		

в сообществе,  $B_{\text{max}}$  — биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида.

Количественная оценка состояния структуры компонентного сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для всех групп видов в отдельности с последующим их суммированием (Доровских, 2002б). При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с условной максимальной биомассой к виду с ее минимальным значением.

Продемонстрируем описание сообществ на примере компонентного сообщества паразитов у пескаря из притока р. Сухоны (бассейн р. С. Двины) — р. Шарденьги (табл. 3, 4; рис. 1,  $\delta$ ). В табл. 3 приведены значения индексов, подсчитанных по данным о числе и условной биомассе особей, найденных видов паразитов у пескаря из р. Шарденьги. В табл. 4 даны размеры тела и логарифмы условных биомасс паразитов пескаря. На основе последних данных построен график (рис. 1, б). Теоретические критические уровни отсчитываются от вида с максимальным значением условной биомассы путем деления ее на 15.15, полученное значение вновь делим на 15.15 и т. д. (Жирмунский, Кузьмин, 1990). Отсчет границ названных интервалов производится от величины биомассы вида-доминанта, так как именно популяционные свойства доминантов определяют функциональные свойства сообществ (Данилов, Шварц, 1972). Таким образом, каждая из групп видов в сообществе паразитов рыб занимает интервал, равный 15-кратной разнице между максимально и минимально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества.

### Таблица 3 Характеристика компонентных сообществ паразитов пескаря из водоемов бассейна р. С. Двина

Table 3. The characteristic of the component communities of parasites of gudgeon from reservoirs in the Northern Dvina river basin

	Водоемы						
Показатели	Р. Сухона	Р. Шарденьга	Р. Вычегда				
Исследовано рыб	22	12	29				
Общее число видов паразитов	8	14	14				
Общее число особей паразитов	53	295	197				
Общее значение условной биомассы	30.89	231.67	80.44				
Количество автогенных видов	6	13	14				
Количество аллогенных видов	2	1	0				
Доля особей автогенных видов	0.603	0.946	1.000				
Доля биомассы автогенных видов	0.746	0.990	1.000				
Доля особей аллогенных видов	0.397	0.054	0.000				
Доля биомассы аллогенных видов	0.254	0.010	0.000				
Количество видов специалистов	1	3	3				
Доля особей видов специалистов	0.191	0.031	0.700				
Доля биомассы видов специалистов	0.486	0.006	0.325				
Количество видов генералистов	7	11	11				
Доля особей видов генералистов	0.809	0.969	0.300				
Доля биомассы видов генералистов	0.514	0.994	0.645				
Доминантный вид по числу особей	Allocreadium	Rhipidocotyle	Gyrodactylus				
	isoporum	campanula	markakulensis				
Доминантный вид по значению биомассы	Diplozoon	Myxobolus	Caryophyllaeides				
	paradosum (?)	carassii	fennica				
Характеристика доминантного вида	г/ав	г/ав	с/ав				
	с/ав						
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.349	0.637	0.584				
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.486	0.609	0.265				
Выравненность видов по числу особей	0.967	0.467	0.848				
Выравненность видов по биомассе	0.980	0.655	0.889				
Индекс Шеннона по числу особей	2.149	1.233	2.237				
Индекс Шеннона по значениям биомассы	2.122	1.728	2.968				

 $\Pi$ римечание. ав — автогенный вид, г — вид-генералист, с — вид-специалист.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У пескаря из р. Сухона (бассейн С. Двины) в 1950-е годы отмечено 8 видов паразитов (табл. 3), среди которых имелось 2 аллогенных вида, составляющих по численности около 40.0 %, а по биомассе 25.4 % от всего состава паразитарного сообщества, но доля видов-специалистов невелика (по численности — 19.1 %, по биомассе — 48.6 %). Последнее вызвано отсутствием в составе паразитофауны гиродактилюсов и дактилогирусов. По численности доминирует автогенный генералист Allocreadium isoporum, по биомассе — автогенный специалист Diplozoon paradoxum (?).

У пескаря из р. Шарденьга (приток р. Сухоны) отмечено 14 видов паразитов (табл. 3). В компонентном сообществе паразитов у пескаря из р. Шар-

Таблица 4
Приведенные линейные размеры (мм) паразитов пескаря из бассейна р. С. Двины Table 4. The shown linear sizes (mm) of the parasites of gudgeon from the Northern Dvina river basin

Виды паразитов	Средние размеры		1	Р. Сухона n = 22		Р. Шарденьга n = 12		Р. Вычегда n = 29		
<u>-</u>	L	В	Н		N	ln (lN)	N	ln (lN)	N	ln (lN)
Coccidia gen. sp.	0.02	0.02	0.02	0.02	0		0		1	-3.91
Myxobolus muelleri	1.00	1.00	1.00	1.00	2	0.69	7	1.95	1	0.00
M. musculi	0.84	0.13	0.13	0.26	0	_	0	_	2	-0.65
M. sandrae (?)	?	?	?	?	+	?	0		0	
M. carassii	3.00	3.00	3.00	3.00	0		47	4.95	0	_
M. ellipsoides	1.50	1.50	1.50	1.50	1	0.41	0	, , <u>, , , , , , , , , , , , , , , , , </u>	5	2.01
M. oviformis	2.10	0.70	0.70	1.01	0		19	2.95	1	0.01
Dactylogyrus cryptomerus	0.60	0.14	0.05	0.156	0	<u> </u>	3	-0.76	0	_
Gyrodactylus katharineri	0.90	0.26	0.08	0.27	0		0	_	15	1.40
G. gasterostei	0.55	0.16	0.05	0.17	0	_	1	-1.77	0	_
G. gobii	0.55	0.16	0.05	0.165	0	_	4	-0.42	8	0.28
G. markakulensis	0.60	0.17	0.06	0.180	0	_	2	-1.02	115	3.03
Diplozoon paradoxum (?)	4.30	1.19	0.68	1.25	12	2.71	0		0	_
Caryophyllaeus laticeps	40.0	2.50	0.68	4.08	0	/ · · ·	0	_	2	2.10
Glaridacrus limnodrili (?)	2.50	0.80	0.22	0.76	0	_	0	_	1	-0.27
Caryophyllaeides fennica	35.00	4.00	1.09	5.33	0	<u></u>	0	_	4	3.06
Rhipidocotyle campanula	0.64	0.33	0.10	0.28	0	_	188	3.96	18	1.62
Allocreadium isoporum	0.42	0.24	0.06	0.17	22	1.32	3	-0.67	0	-
A. transversale	2.60	0.80	0.26	0.82	0	_	2	0.49	0	_
Sphaerostomum bramae	6.00	1.30	0.42	1.48	0	_	1	0.39	0	_
Diplostomum spathaceum	0.39	0.16	0.05	0.15	0	_	16	0.88	0	_
Tylodelphys clavata	0.74	0.20	0.07	0.21	5	0.05	0	<u> </u>	0	_
Ichthyocotylurus variegatus	0.51	0.49	0.16	0.34	20	1.92	0	_	0	-
Raphidascaris acus	1.95	0.07	0.07	0.21	0	<u> </u>	1	-1.56	0	_
Neoechinorhynchus rutili	2.50	0.70	0.70	1.07	0	_	0	_	5	1.68
Unionidae gen. sp.	0.19	0.19	0.19	0.19	0	_	0	_	19	1.31
Ergasilus sieboldi	1.90	0.50	0.54	0.80	1	-0.22	0	_	0	_
Argulus foliaceus	7.00	5.00	1.75	3.94	0	_	1	1.37	0	

 $\Pi$  р и м е ч а н и е. L — длина тела; B — ширина тела; H — высота тела; l — приведенный линейный размер тела (корень кубический из произведения  $L \times B \times H$ ); N — число особей паразитов (для миксоспоридий — цист);  $\ln (lN)$  — натуральный логарифм произведения  $l \times N$ ; n — число вскрытых рыб.

деньги низка доля видов-специалистов, имеется 2 доминирующих вида, 1 — метацеркарии *Rhipidocotyle campanula*, 2 — *Myxobolus carassii*, возможно, развивающийся с участием трубочника. Оба вида — автогенные генералисты.

У пескаря из р. Вычегды (приток р. С. Двины) в районе биостанции СыктГУ (расположена в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению реки) нашли 14 видов паразитов (табл. 3), среди которых отсутствуют аллогенные виды, по численности преобладают виды-специалисты, по биомассе — генералисты. По численности доминирует Gyrodactylus markakulensis, по биомассе Caryophyllaeides fennica. Оба вида — автогенные специалисты. Величина индекса доминирования, особенно вычисленная по биомассе, невелика. Значения индексов выравненности и Шеннона высоки, но имеется неко-

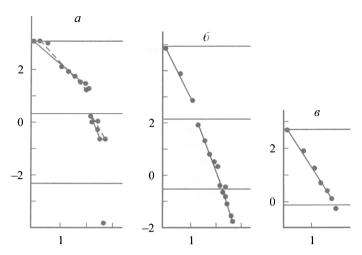


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов пескаря из рек Вычегда (a), Шарденьга (b) и Сухона (b).

По оси абсцисс — упорядоченный ряд значений условных биомасс видов, образующих компонентное сообщество; по оси ординат — порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Шкала логарифмическая. Прямые, параллельные оси абсцисс, — теоретически рассчитанные критические уровни.

Fig. 1. The variational curves of the tentative biomasses of the parasites of gudgeon from the Vichegda river (a), Shardenga river (b), Suhona river (b).

торый разнобой в показателях, вычисленных по данным о численности и условной биомассе видов.

Компонентные сообщества паразитов у пескаря из рек Вычегды и Шарденьги состоят каждое из трех групп видов, из р. Сухоны — из двух (табл. 4; рис. 1). Последнее, видимо, обусловлено отсутствием в сборах гиродактилюсов.

Уравнения регрессии для сообщества паразитов у пескаря из р. Вычегды имеют сумму ошибок 0.282, что выше установленного (Доровских, 2001) критического порога 0.250 (табл. 5). Основной прирост ошибки обеспечил *Gyrodactylus markakulensis*, точка условной биомассы которого не легла на соответствующий отрезок прямой (рис. 1, а). Искажение структуры сообщества вызвано тем, что материал собирали на протяжении нескольких лет (с 29 мая 1978 г. по 19 августа 1990 г. с преобладанием июльских сборов), хотя и из одного и того же места. Из р. Шарденьга данные получены с 15 июня 1990 г. по 15 августа 1993 г. с преобладанием сборов за август. Сумма ошибок уравнений регрессии 0.184, что ниже критического значения.

У пескаря из верховий р. Мезень отмечено 7 видов паразитов, представленных единичными особями (табл. 6). Доминирует по численности аллогенный генералист *Diplostomum spathaceum*, по биомассе — автогенный генералист *Neoechinorhynchus rutili*. В этом сообществе паразитов пескаря велика доля видов-генералистов, а также доля по биомассе автогенных видов.

У пескаря из р. Вашка (приток Мезени) 13 видов паразитов (табл. 6), доминируют по численности и биомассе метацеркарии автогенного генералиста *Rhipidocotyle campanula*, велика доля автогенных видов и видов-генералистов.

У пескаря из р. Ертом (приток р. Вашки) нашли 22 вида паразитов (табл. 6), в их числе кокцидии, миксоспоридии, инфузории, *Dermocystidium* sp., пиявки и трематоды. Доминируют по численности и биомассе ме-

Таблица 5
Коэффициенты уравнений регрессии, характеризующих сообщества паразитов пескаря из бассейнов рек Мезень и С. Двина

Table 5. The regression, coefficients characterizing the communities of parasites of gudgeon from the basins of the Mezen and Northern Dvina rivers

Водоемы	Уровни	a <sub>0</sub>	aı	m <sub>y·x</sub>
Бассейн р. Мезень Р. Ертом (4 11—27 VII 1994 г.)	Первый Второй Сумма	-0.861 -0.424 -1.285	3.403 2.551 5.964	0.360 0.084 0.444
Р. Ертом (4 II 1994 г.)	Первый Второй Третий Сумма	-0.643 -0.394 -0.400 -1.437	2.502 1.988 1.753 6.243	0.198 0.059 — 0.257
Р. Ертом (2—5 VII 1994 г.)	Первый Второй Сумма	-0.733 -0.405 -1.138	2.037 1.563 3.600	0.253 0.036 0.289
Р. Вашка (14—19 VII 1993 г., 2—30 VI 1994 г.)	Второй Третий Сумма	-0.488 0.014 -0.474	1.954 2.546 4.500	0.266 0.138 0.404
Р. Мезень (верхнее течение) (4—25 VIII 1989 г., VII 1990 г.)	Первый Второй Сумма	-2.161 -1.091 -3.252	2.512 -0.001 2.511	0.248 — 0.248
Бассейн р. С. Двины Р. Вычегда (29 V 1978—19 VIII 1990 гг.)	Первый Второй Сумма	-0.987 -0.386 -1.373	3.327 2.339 5.666	0.229 0.053 0.282
Р. Шарденьга (15 VI 1990—15 VIII 1993 гг.)	Первый Второй Третий Сумма	-0.550 -0.356 -0.264 -1.170	2.774 2.113 2.171 7.058	0.080 0.063 0.041 0.184
Р. Сухона (VIII 1952 г., V 1954 г.)	Первый	-0.655	1.873	0.085

 $\Pi$  римечание.  $a_0, a_1$  — коэффициенты уравнения регрессии;  $m_{y \cdot x}$  — ошибка уравнения регрессии.

тацеркарии автогенного генералиста *Rhipidocotyle campanula*. В сообществе велика доля автогенных видов, много видов-генералистов. Показатели доминирования, выравненности видов и Шеннона, вычисленные по биомассе и численности видов, согласованы.

В компонентном сообществе паразитов пескаря из верховий р. Мезень (4-25) августа 1989 г., июль 1990 г.) почти совершенно отсутствуют эктопаразиты, что объясняется нарушением методики фиксации рыбы для сбора паразитов. Рыбу помещали в материальные банки после ихтиологической обработки. Однако эндопаразиты сохранились, точки их условных биомасс довольно точно легли на соответствующий отрезок прямой. Сумма ошибок их уравнений регрессии (0.248) близка к критическому значению 0.250. Наличие в структуре сообщества всего двух групп видов (рис. 2, 6), выделенных по величине условных биомасс, сравнительно высокая ошибка уравнения регрессии, относительно благополучное экологическое состояние водоема указывают на погрешности в сборе материала.

Таблица 6

Характеристика компонентных сообществ паразитов пескаря из водоемов бассейна р. Мезень
Тable 6. The characteristic of the component communities of parasites of gudgeon
from reservoirs in the Mezen river basin

	Водоемы						
Показатели	Р. Мезень	Р. Вашка	Р. Ертом				
Исследовано рыб	25	13	17				
Общее число видов паразитов	7	13	22				
Общее число особей паразитов	23	349	403				
Общее значение условной биомассы	10.94	102.68	136.70				
Количество автогенных видов	6	11	21				
Количество аллогенных видов	1	2	1				
Доля особей автогенных видов	0.435	0.963	0.990				
Доля биомассы автогенных видов	0.822	0.974	0.996				
Доля особей аллогенных видов	0.565	0.037	0.010				
Доля биомассы аллогенных видов	0.178	0.026	0.004				
Количество видов-специалистов	1	5	5				
Доля особей видов-специалистов	0.087	0.100	0.298				
Доля биомассы видов-специалистов	0.175	0.066	0.173				
Количество видов-генералистов	6	8	17				
Доля особей видов-генералистов	0.913	0.900	0.702				
Доля биомассы видов-генералистов	0.825	0.934	0.827				
Доминантный вид по числу особей	Diplostomum	Rhipidocotyle	Rhipidocotyle				
	spathaceum	campanula	campanula				
Доминантный вид по значению биомассы	Neoechinorhynchus rutili	То же	То же				
Характеристика доминантного вида	г/ал г/ав	г/ав	г/ав				
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.565	0.819	0.558				
Индекс Бергера—Паркера по биомассе	0.293	0.780	0.461				
Выравненность видов по числу особей	0.699	0.487	0.753				
Выравненность видов по биомассе	0.869	0.554	0.920				
Индекс Шеннона по числу особей	1.362	1.250	2.326				
Индекс Шенона по значениям биомассы	2.439	1.421	2.845				

В сообществе паразитов у пескаря из р. Вашки точки условных биомасс, принадлежащие *Gyrodactylus magnificus* и *Diplostomum volvens*, не попадают на соответствующие отрезки прямой (рис. 2, б). Первый — паразит гольяна, явно случайно попавший на несвойственного хозяина. Это утверждение правдоподобно, так как пескаря, гольяна и другие виды рыб часто держали в одной емкости. В случае с *D. volvens* ситуация, видимо, иная. У пескаря из р. Вашки (14—16 июля 1993 г. и 2—30 июня 1994 г.) нашли 10 экз. *Diplostomum* sp. Если сложить вместе условные биомассы всех особей диплостоматид, то логарифм их суммы будет равен 0.875. Это значение очень близко ложится к соответствующему отрезку прямой. Тогда как точка, принадлежащая *Gyrodactylus markakulensis*, наоборот, оказывается далеко отстоящей от отрезка прямой, что легко объяснить потерей части особей этого паразита во время транспортировки рыбы. Однако даже введенные с учетом сказанного соответствующие поправки в структуру сообщества почти не меняют сумму ошибок уравнений регрессии (с 0.404 на 0.408). Наибольший

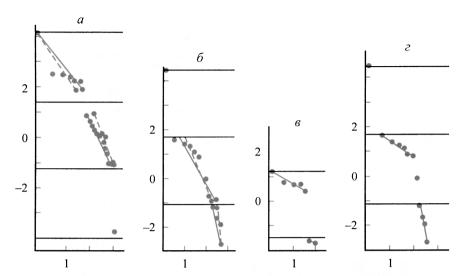


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов пескаря из рек Ертом (a), Вашка (b — до преобразования данных, e — после введения поправок на погрешности в сборе материала), В. Мезень (a).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. The variational curves of the tentative biomasses of the parasites of gudgeon from the Ertom river (a), Vashka river ( $\delta$  — before the transformation of data;  $\epsilon$  — after the entering of corrections on inaccuracies in the collection of the material), the Mezen river ( $\epsilon$ ).

вклад в сумму ошибок уравнений регрессии дает ошибка значения условной биомассы цист *Myxobolus oviformis* (0.215 и 0.119 соответственно). Это, возможно, связано с потерей части цист. С учетом этой поправки сумма ошибок уравнений регрессии снижается до 0.355 и 0.386 соответственно.

Таким образом, даже с учетом поправок сумма ошибок уравнений регрессии остается выше критического значения 0.250. Учитывая экологически благополучное состояние водоема и отсутствие интенсивного промысла пескаря, такую величину ошибок можно объяснить погрешностями в сборе материала и его неоднородностью, обусловленной растянутостью времени сбора материала (см. выше).

В компонентном сообществе паразитов пескаря из р. Ертом в структуру не вписываются точки, принадлежащие гиродактилюсам, особенно *Gyrodactylus gobiensis* (рис. 2, *a*). Сбор материала произведен со свежепойманной рыбы: которую транспортировали к месту вскрытия в ведре с водой, что, видимо, привело к потере части червей. Точки, принадлежащие остальным видам, хорошо ложатся на отрезки прямых, характеризующих структуру сообщества. Сумма ошибок уравнений регрессии в этом случае составляет 0.444, что значительно выше критического уровня 0.250. Последнее может быть связано с растянутостью сроков сбора материала (4 февраля 1994 г., 20 июня—27 июля 1994 г.).

Рассмотрим структуру компонентного сообщества паразитов пескаря из р. Ертом по материалам за 4 февраля и 2—5 июля 1994 г. Паразитофауна пескаря в зимний и летний периоды года представлена 12 и 11 видами соответственно (табл. 7). В июле отмечено резкое падение общей биомассы паразитов при сохранении доминирования автогенных видов (табл. 8). В феврале лидирующее положение в сообществе занимали виды-генералисты, доминировал по численности и биомассе автогенный генералист Мухо-

Таблица 7
Паразитофауна пескаря из р. Ертом в разные периоды одного года
Тable 7. The parasitofauna of gudgeon from the Ertom river in different periods of a year

Виды паразитов	4 II I n =		2—5 VII 1994 г. n = 7			
	Число зараженных рыб	Индекс обилия	Число зараженных рыб	Индекс обилия		
Coccidia gen. sp.			1	0.14		
Myxobolus muelleri	1	2.40	1	0.14		
M. bramae	1	1.20	_	_		
M. oviformis	5	10.40	2	0.29		
Trichodina sp.	_	_	3	0.57		
Dactylogyrus cryptomerus		_	1	0.14		
Gyrodactylus katharineri	2	0.80	_	_		
G. gobii	- 250 2	_	7	5.86		
G. gobiensis	3	2.60	7	6.86		
G. markakulensis	2	0.60	1	0.29		
Caryophyllaeus laticeps	_ ,,,,	_	1	0.14		
Rhipodocotyle campanula	3	1.00	3	1.86		
Phyllodistomum simile	_ ' ' ' ' ' ' '	_	1	0.14		
P. elongatum (?)	1	0.60	_	_		
Allocreadium isoporum	1	0.20	_	_		
Diplostomum spathaceum	2	0.80	_	_		
Neoechinorhynchus rutili	2	1.60	_	_		
Unionidae gen. sp.	1	0.20	_	_		

bolus oviformis. В изоле лидерами стали виды-специалисты, доминантом — автогенный специалист Gyrodactylus gobiensis, близок к нему G. gobii. В феврале выше значения индексов Шеннона и выравненности видов, вычисленных по данным о численности видов, ниже — значения индекса Бергера—Паркера, в июле картина обратная. Следовательно, в феврале и июле состояние компонентного сообщества паразитов пескаря из одного и того же участка р. Ертом различно. Однако в обоих случаях сообщество состоит из 3 групп видов, точки условных биомасс которых довольно точно ложатся на отрезки прямых (табл. 8; рис. 3), что обеспечивает значения сумм ошибок уравнений регрессии в феврале — 0.257, в июле — 0.289. Эти величины достаточно близки к критическому значению 0.250. Поведение показателей, вычисленных на основе сведений о численности и биомассе видов, и величины индекса Шеннона ведут себя синхронно.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из Северо-Двинского бассейна описано 3 компонентных сообщества паразитов у пескаря, по двум из которых (из рек Вычегда и Шарденьга) материалы собраны за длительный промежуток времени с соблюдением одних и тех же требований. Эти сообщества статистически достоверно различаются по долям видов специалистов (по численности  $t_{\phi a \kappa \tau} = 6.897$ ; P < 0.001; по биомассе  $t_{\phi a \kappa \tau} = 3.667$ ; v = 39; P < 0.001) и видов генералистов (по численности  $t_{\phi a \kappa \tau} = 3.667$ ; v = 39; v = 39;

Таблица 8

Характеристика компонентных сообществ паразитов пескаря из р. Ертом

Table 8. The characteristic of the component communities of parasites of gudgeon from the Ertom river

	Даты сбора материала						
Показатели	4 II 1994 г.	2—5 VII 1994 г.	4 II—27 VII 1994 r				
Исследовано рыб	5	7	17				
Общее число видов паразитов	12	11	22				
Общее число особей паразитов	112	115	403				
Общее значение условной биомассы	88.175	30.229	136.70				
Количество автогенных видов	11	11	21				
Количество аллогенных видов	1	0	1				
Доля особей автогенных видов	0.964	1.000	0.990				
Доля биомассы автогенных видов	0.993	1.000	0.996				
Доля особей аллогенных видов	0.036	0	0.010				
Доля биомассы аллогенных видов	0.007	0	0.004				
Количество видов-специалистов	3	5	5				
Доля особей видов-специалистов	0.179	0.809	0.298				
Доля биомассы видов-специалистов	0.001	0.733	0.173				
Количество видов-генералистов	9	6	17				
Доля особей видов-генералистов	0.821	0.191	0.702				
Доля биомассы видов-генералистов	0.999	0.267	0.827				
Доминантный вид по числу особей	Myxobolus oviformis	Gyrodactylus gobiensis	Rhipidocotyle campanula				
Доминантный вид по значению биомассы	То же	То же	То же				
Характеристика доминантного вида	г/ав	с/ав	г/ав				
Индекс Бергера—Паркера по числу особей	0.464	0.417	0.558				
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.595	0.357	0.461				
Выравненность видов по числу особей	0.774	0.603	0.753				
Выравненность видов по биомассе	0.553	0.738	0.920				
Индекс Шеннона по числу особей	1.850	1.447	2.326				
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.375	1.770	2.845				

ленности  $t_{\phi a \kappa \tau} = 6.897$ ; P < 0.001; по биомассе  $t_{\phi a \kappa \tau} = 4.012$ ; v = 39; P < 0.001). Первых больше в сообществе паразитов у пескаря из р. Вычегды, вторых р. Шарденьги. Различны эти сообщества по доминирующим видам. В сообществе из р. Вычегды доминируют автогенные специалисты, из р. Шарденьга — автогенные генералисты. В сообществе паразитов у пескаря из последней реки имеются аллогенные виды, представленные диплостоматидами, выше численность метацеркарий Rhipidocotyle campanula (в р. Шарденьга ИО = 15.7; в р. Вычегда ИО = 0.6) и микроспоридий. В р. Шарденьга в среднем у одного пескаря нашли 4.4 цисты микроспоридий, в р. Вычегm де - 0.3. Отмеченные различия сообществ не могут быть объяснены только растянутыми сроками сбора материала. Ранее уже отмечали отсутствие инвазированности диплостомидами рыбы из среднего течения р. Вычегды (Доровских, 1988), неблагополучную ситуацию по рипидокотилозу в р. Шарденьга и отсутствие или малую численность здесь низших моногеней (Ивашевский, Доровских, 1993). Таким образом, найденные различия компонентных сообществ паразитов пескаря из рек Вычегда и Шарденьга связаны

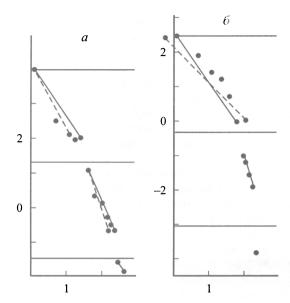


Рис. 3. Вариационные кривые условных биомасс паразитов пескаря из р. Ертом. a-4 февраля 1994 г.; b-2-5 июля 1994 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. The variational curves of the tentative biomasses of the parasites of gudgeon from the Ertom river.

с несходством в них экологической ситуации. В р. Шарденьгу поступают стоки с многочисленных животноводческих ферм, что вызвало эвтрофикацию этого водоема, приведшую к росту численности моллюсков сем. Unionidae, прудовиков, олигохет и т. д., являющихся промежуточными хозяевами вышеперечисленных паразитов.

Следовательно, основные характеристики сообществ хорошо отражают общую экологическую ситуацию в местах обитания хозяина. С другой стороны, наличие в структуре паразитарных сообществ у пескаря 3 групп видов и сравнительно невысокие ошибки уравнений регрессии позволяют говорить о способности сообщества пока противостоять загрязнению среды.

Из бассейна р. Мезени описали 5 сообществ паразитов пескаря.

Сообщества из рек Ертом и Вашка похожи между собой, как и в случае с сообществами гольяна речного (Доровских, 2002в). Некоторые расхождения в величинах индексов могут быть объяснены различиями в сроках сбора материала и неоднородностью выборок. При разделении материалов из р. Ертом по срокам сбора значения индексов стали ниже и особенно индекс Шеннона сблизился с таковым сообщества из р. Вашки. Следовательно, можно предположить, что сообщества паразитов пескаря из этих водоемов, как и сообщества паразитов речного гольяна из рек Вашка и Ертом (Доровских, 2002в), входят в состав одного компонентного сообщества.

Компонентное сообщество паразитов пескаря из р. Ертом в феврале и начале июля 1994 г., слабо различаясь по величинам индексов Бергера—Паркера, выравненности видов и Шеннона, статистически достоверно отлично по долям входящих в него видов-специалистов (по численности  $t_{\phi a \kappa \tau} = 2.788$ ; P < 0.02; по биомассе  $t_{\phi a \kappa \tau} = 4.357$ ; v = 10; P < 0.01) и генералистов (по численности  $t_{\phi a \kappa \tau} = 2.788$ ; P < 0.02; по биомассе  $t_{\phi a \kappa \tau} = 4.357$ ; v = 10; P < 0.01). Первых больше летом, вторых — зимой. Число видов в сообществе летом и

зимой примерно одинаково, но общих из 18 найденных за оба периода видов всего 5. Интересно, что число особей паразитов примерно одинаково в обоих случаях (112 — зимой, 115 — летом). В пересчете на одну вскрытую рыбку 22.4 зимой и 16.4 летом. Однако биомасса паразитов зимой выше (88.2 — зимой, 30.2 — летом). В пересчете на одну рыбку 17.6 зимой и 4.3 летом. Разные в эти два периода и виды доминанты. Зимой лидирует автогенный генералист *Муховоlus oviformis*, летом — автогенный специалист *Gyrodactylus gobiensis*. Однако и летом, и зимой сообщество сформировано 3 группами видов, и ошибки их уравнений регрессии близки (0.289 и 0.257 соответственно).

Итак, в разные сезоны года компонентное сообщество паразитов пескаря из р. Ертом, различаясь по видовому составу, биомассе составляющих его видов, лидирующим группам паразитов и виду доминанту, имеет одну и ту же структуру сообщества, определяемую соотношением биомасс образующих его видов, что, возможно, необходимо для нормального его функционирования и сохранения равновесных отношений с хозяином. На основании сказанного можно предположить наличие у сообществ паразитов рыб на протяжении годового цикла их существования нескольких стабильных состояний.

Общим для компонентных сообществ паразитов у пескаря из бассейнов рек С. Двина и Мезень является наличие 3 групп видов, выделенных по соотношению их биомасс, видом-доминантом чаще является вид-генералист, в сообществе всегда лидирует группа автогенных видов.

Показано, что при нарушении методики сбора материала в компонентных сообществах паразитов у пескаря отмечено уменьшение числа групп видов до двух (рис. 1,  $\epsilon$ ; 2,  $\epsilon$ ), а при смешивании материала, собранного в разные сроки из экологически благополучного водоема, ошибка уравнений регрессии становится гораздо выше — 0.250.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 04-04-96030).

#### Список литературы

Беклемишев В. Н. О классификации биоценотических (симфизиологических) связей # Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. 1951. Т. 56, № 5. С. 3—30.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с. Быховская - Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука,

1985. 122 c.

Воронин В. Н. Роль паразитов в регуляции численности водных беспозвоночных // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 89—98. Данилов Н. Н., Шварц С. С. О биологических макросистемах // Журн. общ. биологии.

1972. № 6. C. 126—145.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз., 1947. 372 с.

Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 25 с.

Доровских Г. Н. Структура паразитофауны Phoxinus phoxinus (L.) с позиций концепции А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996. С. 31.

Доровских Г. Н. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Биоразнообразие Европейского Севера.

Междунар. конф.: Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 57—58.

Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002а. 50 с.

- Доровских Г. Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб // Экологический мониторинг. Уч.-методич. пособие. Сыктывкар, 20026. С. 50—105.
- Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов гольяна речного в бассейнах рек Печора, Мезень и в оз. Кривое на о-ве Колгуев // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002в. С. 151—162. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 170).
- Жирмунский А. В., Кузьмин В. И. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.
- Ивашевский Г. А., Доровских Г. Н. Паразитофауна гольяна обыкновенного реки Шарденьга (бассейн р. Северной Двины) // Матер. II молодеж. науч. конф. «Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов»: Тез. докл. Сыктывкар, 1993. С. 20—21.
- тывкар, 1993. С. 20—21. Контримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) // Журн. Общ. биол. 1982. Т. 43. № 3. С. 291—302.
- Кудрявцева Е. С. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1957. Т. 20. С. 69—136.
- Несис К. Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континиум // Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. Т. 2. С. 5—13.
- Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80—91.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999а.
- Пугачев О. Н. О возможном природном очаге филометроза османа (Cyprinidae: Oreoleuciscus humilis) в Гобийском озере Бон-Цаган-Нур // Проблемы природной очаговости. СПб., 1999б. С. 207—221.
- Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (Phoxinus phoxinus L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196—209.
- Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 3—10.
- Скрябин К. И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитизма. Пг., 1923. 205 с.
- Скрябин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Сонин М. Д. Роль паразитов в биоценозах // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Изд-во Ин-та паразитологии РАН, 1997. С. 145—157 (Тр. Ин-та паразитологии РАН. Т. 41).
- Численко Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ, 1981. 208 с.
- Шигин А. А. О месте и роли трематод в биосфере // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Изд-во Ин-та паразитологии РАН, 1997. С. 192—208 (Тр. Ин-та паразитологии РАН. Т. 41).
- Holmes J. C. Effects of concurrent infections on Hymenolepis diminuta (Cestoda) and Moniliformis dubius (Acanthocephala). I. General effects and comparision with crowding // Journ. Parasitol. 1961. Vol. 47. P. 209—216.
- Holmes J. C. Helminth communities in marine fishes // Parasite communities: Pattern and Processes / Ed by G. W. Esch, A. O. Bush, J. M. Aho. London: Chapman and Hall., 1990. P. 101—130.
- Holmes J. C., Bonney R. E., Pacala S. W. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 512—520.
- Holmes J. C., Price P. W. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology # Systematic Zoology. 1980. Vol. 29. P. 203—213.
- Holmes J. C., Price P. W. Communities of parasites // Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific. Oxford, England. 1986. P. 186–213.
- Сыктывкарский государственный университет

## COMPONENT COMMUNITIES OF PARASITES OF GUDGEON (GOBIO GOBIO) FROM THE BASINS OF NORTHERN DVINA AND MEZEN RIVERS

#### G. N. Dorovskikh

Key words: component community, Gobio gobio, parasites.

#### SUMMARY

Component communities of parasites of gudgeon from the ecologically sustainable reservoirs are studied. The general principle of their organization is established. The material had been collected in the basins of Northern Dvina (41 specimens of gudgeon were dissected) and Mezen (55 specimens of gudgeon were dissected) rivers using generally accepted methods. Errors of regression equations for all individual species groups with their subsequent summation were calculate in order to estimate the state of the component community structure. In different seasons of a year the component community of the parasites of gudgeon from the Ertom river has the same structure, which is determined by the ratio of the biomasses of its comprising species, while it is differs in its species composition, biomasses of the species, leading groups of parasites, and in the dominating species. Thus, several stable seasonal states of the communities of fish parasites can be supposed. Three groups of species distinguished by the ratio of their biomasses are the general for the component communities of the parasites of gudgeon from the basins of Northern Dvina and Mezen rivers. The generalist species is more frequently the dominating species. The group of autogenic species always leads in the community. When methods of parasites collection are violated, the decrease in the number of species groups down to two is recorded. When the materials collected in different periods of a year from an ecologically sustainable reservoir are mixed, the sum of the errors of regression equations become higher than 0.250.